

## CONTRIBUTION A L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DU GENRE *PACHYPODIUM*

J. KOECHLIN

Laboratoire de Botanique, Faculté des Sciences  
Tananarive

**RÉSUMÉ :** L'étude du genre *Pachypodium* est abordée sous l'angle morphologique. Les différentes espèces, malgaches ou africaines, constituent les termes de séries conduisant, depuis des phanérophtes ligneux succulents, à des chaméphytes prostrés ou à tiges partiellement souterraines. L'examen de la phyllotaxie permet d'expliquer certains caractères ayant trait à la morphologie générale, à la croissance et à la ramification. Des considérations morphologiques et phytogéographiques amènent à proposer de nouvelles affinités.

**SUMMARY :** The study of *Pachypodium* genus taking up under morphological aspect. The different species, african and malagassy, ar constituing a succession, from ligneous and succulent phanerophyts to prostrate and partially subterranean chamephyts. The phyllotaxy explains any characters of general morphology, growth and ramification. Morphological and phytogeographical considerations to suggest some new affinities.

Le genre *Pachypodium* est représenté en Afrique du Sud et en Angola par 9 espèces, et à Madagascar par 13 espèces endémiques réparties dans les régions centrales, occidentales et australes de l'île. Ce genre est si surprenant par ses caractères morphologiques et écologiques qu'il a depuis longtemps attiré l'attention des naturalistes. A Madagascar en particulier, c'est un des éléments les plus originaux de la flore des forêts sèches de l'Ouest, du fourré xérophytique du Sud et de la végétation rupicole du plateau central.

Les *Pachypodium* ont fait l'objet d'un certain nombre de travaux, d'ordre systématique surtout, notamment, pour Madagascar, ceux de CONSTANTIN et BOIS (1906-1907), de POISSON (1924), de PERRIER DE LA BÂTHIE (1904). La dernière révision du genre est due à PICHON (1949). Les aspects morphologiques sur lesquels nous voudrions insister ici, n'ont fait l'objet que de fort peu de travaux (RAUH, 1962).

De façon très schématique, la systématique du genre se présente de la façon suivante (d'après PICHON) :

Il est extrêmement polymorphe, tant par le port des espèces que par les variations de structure des fleurs et des fruits. Certains caractères généraux, carnosité de l'appareil aérien, présence d'épines à la base des

feuilles... justifient le maintien d'un genre unique qui a cependant été divisé en un certain nombre de sous-genres, sections et séries.

1. — Fleur blanches ou panachées : sous-genre *Chionopodium* :

Épines généralement plus de 10 fois plus longues que larges . . .  
. . . . . *Espèces africaines*

Épines plus courtes :

+ Cymes contractées; anthères incluses; épines par 2 ou 3. . .  
. . . . . *Section Leucopodium*

= Épines par 2 :

Espèces arborescentes : *P. Rutenbergianum* Vatke, *P. meridionale* (H. Perr.) M. Pichon.

Souches naines : *P. Decaryi* H. Poisson, *P. ambongense* H. Poisson, *P. softense* (H. Poisson) H. Perr.

= Épines par 3 : *P. Lamerei* Drake, var. *lypicum* M. Pichon et var. *ramosum* (Cost. et Bois) M. Pichon.

+ Cymes amples, anthères exsertes, épines par 3 : *P. Geayi* Cost. et Bois.

2. — Fleurs jaunes : sous-genre *Chrysopodium*, formes basses à tronc renflé, tiges ± allongées ou réduites à de simples excroissances : *P. rosulatum* Bak., var. *lypicum* Cost. et Bois et var. *gracilius* H. Perr., *P. horombense* H. Poisson, *P. densiflorum* Bak, *P. brevicalyx* (H. Perr.), M. Pichon, *P. brevicaulis* Bak.

3. — Fleurs rouges : sous-genre *Porphyropodium* : *P. Baroni* Cost. et Bois, var. *lypicum* H. Perr., var. *Windsori* (H. Poisson) M. Pichon.

La division en sous-genres, basée sur la couleur des fleurs, peut paraître artificielle. Elle est cependant confirmée par des caractères floraux de détail, mais surtout par des caractères morphologiques, le port en particulier. Toutefois, le sous-genre *Porphyropodium* mériterait, de ce point de vue, d'être rapproché du sous-genre *Chionopodium*.

Outre l'argument géographique, les sections africaines ne se distinguent des espèces malgaches, d'après PICHON, que par le caractère des épines et, peut-être, une structure plus ligneuse. En fait, nous verrons que des caractères morphologiques beaucoup plus importants justifient une séparation nette entre les espèces continentales et les espèces insulaires.

Parmi les espèces malgaches, en se basant sur des arguments morphologiques, certaines divisions de détail seraient sans doute à reprendre. Nous verrons par exemple que *P. Lamerei* var. *lypicum* mériterait d'être rapproché de *P. Geayi* alors que la variété *ramosum* a des affinités avec *P. Rutenbergianum* et *P. meridionale*.

Les caractères de pubescence foliaire qui servent à séparer les deux variétés de *P. Lamerei* paraissent en fait très fluctuants, fonction de l'âge,

de la station. Une étude détaillée des peuplements, que nous ne faisons pas ici, révélerait sans doute l'existence de types glabres et de types pubescents dans les deux variétés dont malgré tout, d'autres caractères morphologiques justifient parfaitement la distinction.

Dans le sous-genre *Chrysopodium* enfin, la variété *gracilius* de *P. rosulatum* présente une originalité morphologique qui justifierait peut-être son élévation au rang d'espèce, au même titre que les autres taxons du sous-genre.

Les critères classiques de la systématique ne semblent donc pas permettre d'arriver à une compréhension du genre pleinement satisfaisante. L'apport de données phytogéographiques et d'éléments morphologiques nouveaux, que nous faisons ici, pourra contribuer à débrouiller la question, de même qu'une étude caryologique qui, elle, reste à réaliser.

Un certain nombre de réflexions intéressantes peuvent être tirées de l'examen des cartes de répartition des espèces malgaches (cartes établies à partir des données de PERRIER DE LA BÂTHIE (1934), de PICHON (1949), de RAUH (1962), de TATSUSHI MIZUMO (1967), de l'examen de l'herbier du centre ORSTOM de Tananarive, et de nos observations personnelles).

On peut distinguer nettement deux régions : 1. La bordure occidentale et australe de l'île où se trouvent situées toutes les espèces de la section *Leucopodium* et du sous-genre *Porphyropodium*, ces espèces ne pénétrant que fort peu dans les régions centrales (carte 1). 2. Toutes les espèces du sous-genre *Chrysopodium* par contre (carte 2) sont situées dans les régions centrales. Elles ne parviennent à la côte que tout à fait au Sud et dans le Nord-Ouest, de part et d'autre de la ville de Majunga. Exception faite de ces deux régions, les deux zones de répartition ne se chevauchent pratiquement pas.

Reprenons le détail de la répartition des espèces dans chacune de ces zones : dans la première, le sous-genre *Porphyropodium* est strictement localisé dans le Nord-Ouest. *P. Rulenbergianum* occupe la moitié Nord de l'aire, avec quelques espèces voisines, et se trouve relayé vers le Sud, jusqu'à la hauteur de l'Onilahy par l'espèce très voisine *P. meridionale*.

Le groupe des espèces à 3 épines (*P. Lamerei* et *P. Geayi*) occupe l'extrême Sud. *P. Lamerei* var. *ramosum* remonte le plus loin au Nord et son aire se superpose ainsi en partie à celle de *P. meridionale*.

Nous mettrons plus loin en évidence des affinités morphologiques entre ces deux unités systématiques.

En ce qui concerne le sous-genre *Chrysopodium*, *P. rosulatum* couvre pratiquement la totalité de l'aire du sous-genre. Les autres espèces occupent des îlots correspondant presque toujours à des conditions édaphiques particulières.

Pour préciser ce point des exigences édaphiques des diverses espèces, notons que le sous-genre *Chrysopodium* est strictement lié à la présence de

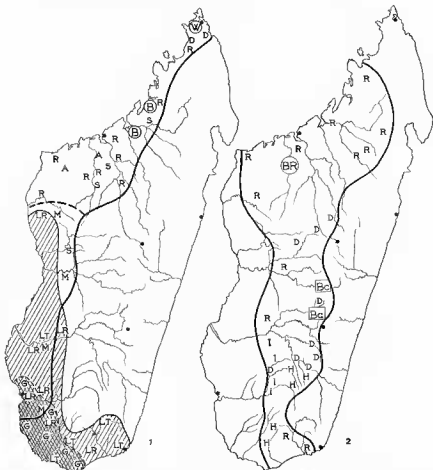
roche siliceuses : *P. rosulatum* var. *typicum* s'accommode de roches de nature très diverses, alors que les autres espèces sont plus spécialisées :

*P. densiflorum* et *P. horombense* : granites et gneiss.

*P. rosulatum* v. *gracilius* : grès de l'Isalo.

*P. brevicalyx* : grès.

*P. brevicaulis* : quartzites de l'Ibity et de l'Itremo.



Carte 1. — Aires de répartition des espèces de la section **Leucopodium** et du sous-genre **Porphyropodium** (B : *P. Baroni* v. *typicum*; W : v. *Windsori*).

— : Limite de l'aire de répartition de : R : *P. Rutenbergianum*. — M : *P. meridionale*. — S : *P. sofiense*. — D : *P. Decaryi*. — A : *P. ambongense*.

— — — : Limite entre les aires de *P. Rutenbergianum* et de *P. meridionale*.

— — — : Limite de l'aire de répartition de : LT : *P. Lamerei* var. *typicum*. — LR : *P. Lamerei* var. *ramosum*.

— — — : Limite de l'aire de répartition de : G : *P. Geayl*.

Carte 2. — Limites de l'aire de répartition des espèces du sous-genre **Chrysopodium**. — R : *P. rosulatum* var. *typicum*. — I : *P. rosulatum* var. *gracilius*. — BR : *P. brevicalyx*. — D : *P. densiflorum*. — H : *P. horombense*. — BC : *P. brevicaulis*.

Les choses sont moins nettes en ce qui concerne les autres sous-genres. A part certaines espèces à aires étroites, liées soit à des calcaires (*P. Decaryi*, *P. ambongense*, *P. Baroni* var. *Windsori*) soit à des gneiss (*P. Baroni* var. *typicum*), les autres sont plus ubiquistes et s'accoutument de sols variés calcaires ou non, comme si, pour ces dernières, les conditions climatiques plus qu'édaphiques constituaient le facteur déterminant de la répartition.

Exception faite de quelques avancées vers le Nord (*P. Lamerei* v. *ramosum*), l'aire de *P. Lamerei* et de *P. Geayi* se trouve pratiquement située dans des zones recevant moins de 600 mm de pluie annuellement avec plus de 8 mois de saison sèche. L'aire de *P. Rulenbergianum* et des espèces affines reçoit par contre de 1 000 à 1 500 mm, ou plus, avec une saison sèche de 5 à 7 mois seulement.

Ces différents éléments permettent d'apporter des arguments nouveaux à la discussion systématique ouverte plus haut, ainsi qu'une meilleure compréhension du genre, en reprenant partiellement des arguments déjà avancés par PERRIER DE LA BÂTHIE (1934).

Il semble évident que *P. rosulatum* v. *typicum*, avec sa vaste aire de répartition, puisse être considérée comme « l'espèce-mère » du sous-genre *Chrysopodium*. Les autres espèces ou variétés du sous-genre ayant été différenciées à partir d'écotypes adaptés chacun à des conditions édaphiques particulières.

Les deux variétés de l'espèce appartenant au sous-genre *Porphropodium* occupent actuellement une aire disjointe, coupée par la région forestière humide du Sambirano, inaccessible aux *Pachypodium*. Cette disjonction, de caractère manifestement relictuel, confirmerait l'hypothèse de l'existence ancienne, le long de la Côte Nord-Ouest, d'une bande continue soumise à un climat aride.

En ce qui concerne la section *Leucopodium*, PERRIER DE LA BÂTHIE suggère *P. Rulenbergianum* comme « espèce mère » du groupe. Pour des raisons d'ordre morphologique que nous exposerons plus loin, nous proposons une autre hypothèse. Le centre de différenciation se situerait non dans le Nord-Ouest mais dans le Sud, avec comme espèce d'origine *P. Geayi* ou *P. Lamerei* v. *typicum*.

*P. Rulenbergianum*, dérivant d'un écotype adapté à des climats plus humides aurait été à l'origine d'un centre de différenciation secondaire d'écotypes édaphiques (*P. Decaryi*, *P. ambongense*), le passage entre les deux groupes d'espèces se faisant par l'intermédiaire de *P. Lamerei* v. *ramosum* et de *P. meridionale*.

Le genre *Pachypodium* est nettement adapté à des conditions très xériques : il est donc normal de rechercher à Madagascar son centre d'origine dans les régions qui connaissent de telles conditions depuis très longtemps. C'est manifestement le cas du Sud de l'île où l'on rencontre une flore extrêmement riche, remarquablement adaptée à la sécheresse et fortement endémique (avec la famille des Didiéracées en particulier).

Ces hypothèses viennent renforcer les aménagements systématiques que nous proposons plus haut, c'est-à-dire le rapprochement entre *P.*

meridionale et *P. Lamerei* v. *ramosum* d'une part, entre *P. Lamerei* v. *typicum* et *P. Geayi* d'autre part.

La discussion des affinités entre espèces africaines et espèces malgaches est plus délicate du fait surtout de notre manque d'informations précises sur les espèces africaines.

Étant donné la parenté entre les genres *Adenium* (africain) et *Pachypodium* on peut cependant souscrire à l'hypothèse de Perrier de la Bâthie qui place l'origine du genre en Afrique.

Par ailleurs les affinités sont probables entre espèces africaines et malgaches dans le sous-genre *Chionopodium*, le sous-genre *Chrysopodium* apparaissant ainsi comme l'ensemble le plus typiquement malgache.

#### ÉTUDE MORPHOLOGIQUE.

Sur le plan de l'organisation morphologique générale, les *Pachypodium* malgaches montrent une très grande diversité de forme, depuis des types arborescents peu ou pas ramifiés jusqu'à des formes naines, charnues chez lesquelles les ramifications sont réduites à de simples émergences.

Ces différentes formes, en fait, constituent les maillons d'une remarquable série.

A une extrémité nous trouvons des formes à « tige massive, riche en sève, à bois tendre, peu ou pas ramifiée, avec un développement des entre-nœuds faible ou nul » (CORNER, 1964). Donc des formes pachycaules, le stade monocaule pouvant être réalisé chez certaines espèces au moins dans les stades jeunes. Les caractères de mégaphyllie et de mégaspermie sont mal représentés, ils ne seraient d'ailleurs pas en accord avec le climat. La série continue avec des types plus ramifiés, mais l'axe principal reste toujours charnu et pachycaule et les entre-nœuds sont toujours réduits. On assiste en même temps à une involution progressive de cet appareil aérien qui va de pair avec l'augmentation de sa carnosité. De telle sorte que les formes phanérophytiques ligneuses succulentes signalées plus haut conduisent progressivement à des chaméphytes finalement en forme de coussinet. Ainsi que l'a signalé déjà RAUH (1962) la ramification est toujours de type sympodique : les inflorescences apparaissent en position terminale, et la croissance est relayée grâce au développement de bourgeons axillaires. Le nombre des ramifications est lié à la phyllotaxie, Nous reviendrons plus loin sur ce point.

La série morphologique s'établit donc ainsi (fig. 1 et 2).

1. *P. Geayi*, *P. Lamerei*: Individus monocaules, feuilles en bouquet à l'extrémité. De telles formes peuvent atteindre plusieurs mètres de haut et 20 à 40 cm de diamètre. Leur existence implique une croissance purement végétative pendant plusieurs années. En accord avec la théorie de CORNER de telles formes peuvent être considérées comme primitives.

2. Les mêmes espèces prennent une forme ramifiée. Les ramifications apparaissent par verticilles de 2 à 5 branches à l'extrémité des axes, après

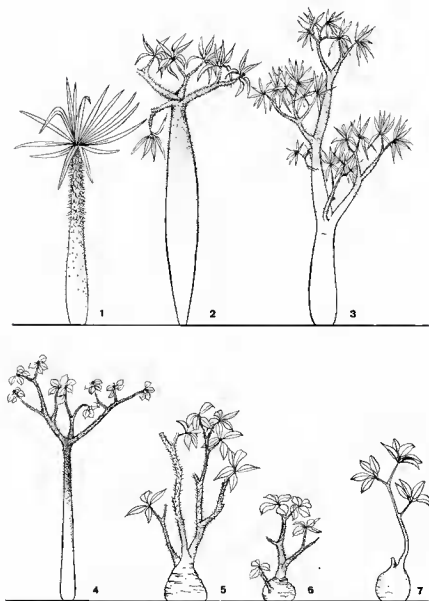


FIG. 1. — Évolution morphologique chez les *Pachypodium* malgaches : 1, et 2, *P. Geayi* et *P. Lamerei*, formes jeunes et formes âgées; 3, *P. Rutenbergianum*; 4, *P. softense*; 5, *P. Baroni* var. *typicum*; 6, *P. Baroni* var. *Windsori*; 7, *P. Decaryi* et *P. ambongense*.

floraison. Les feuilles comme chez tous les *Pachypodium* malgaches, sont groupées à l'extrémité des rameaux. Arbres pouvant atteindre une dizaine de mètres de haut.

3. *P. Rutenbergianum* et *P. sofiense* : Le caractère monocaule est de moins en moins net et les ramifications prennent de l'importance par rapport au tronc principal. Ces espèces, vivant sous des climats plus humides, possèdent des troncs moins charnus et des feuilles de plus grande taille. (*P. sofiense*). Les ramifications sont peu ou pas charnues et les entre-nœuds plus allongés. Épines également moins développées.

Les types suivants seront au contraire adaptés à des conditions édaphiques particulières, adaptation qui se marque dans l'augmentation de la carnosité des axes principaux et la réduction progressive de la taille des ramifications.

5. *P. Baroni* var. *typicum* : Tronc plus charnu et plus court que dans le cas précédent, sphérique. Système ramifié encore très développé, pouvant dépasser 1 mètre de haut.

6. *P. Baroni* var. *Windsori* : Sur reliefs calcaires, édaphiquement arides. Tronc subsphérique et, contrastant fortement avec ce tronc, rameaux ligneux, minces.

7. *P. Decaryi* et *P. aubongense* : Les caractères précédents sont encore plus accentués chez ces espèces vivant également sur calcaire.

Le sous-genre *Chrysopodium* se caractérise par une réduction encore plus poussée de l'appareil aérien. La succulence, d'abord limitée au tronc et aux axes principaux gagne finalement toutes les ramifications pendant que celles-ci se raccourcissent jusqu'à n'être plus qu'à peine apparentes (fig. 2).

8. *P. rosulatum* v. *typicum* : Chaméphyte ligneux très ramifié, axe principal très court ; les ramifications encore bien développées, succulentes à la base, deviennent de plus en plus minces. L'ensemble n'atteint pas 1 mètre de haut.

9. Chez *P. rosulatum* v. *gracilius* l'évolution est analogue à celle rencontrée chez *P. Decaryi* : développement en sphère du tronc principal contrastant avec des rameaux minces et allongés.

10. *P. densiflorum* et *P. horombense* : la carnosité du tronc gagne au contraire les ramifications qui deviennent ainsi plus courtes mais épaisses et charnues jusqu'à leur extrémité.

11. *P. brevicaulis* représente l'aboutissement de cette évolution : tronc et rameaux sont confondus en une masse charnue unique en forme de coussinet appliqué sur le sol. L'involution des ramifications est maximum : elles ne sont plus marquées que par des courtes protubérances portant chacune une touffe de petites feuilles.

Les espèces africaines peuvent aussi être considérées comme les éléments d'une série de formes morphologiques (fig. 3) :

1. *P. namaquanum* Welw. de 2 à 3 mètres de haut, presque toujours monocaule, à tronc charnu, avec bouquet terminal de feuilles.





FIG. 2. — Évolution morphologique chez les *Pachypodium* nalgaches : 8, *P. rosulatum* v. *typicum*; 9, *P. rosulatum* v. *gracilius*; 10, *P. densiflorum* et *P. korombense*; 11, *P. brevicaule*.

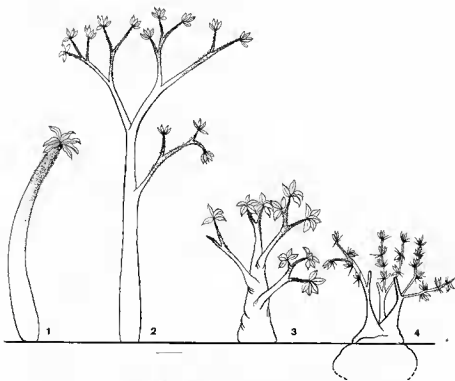


FIG. 3. — Évolution morphologique chez les *Pachypodium* africains : 1, *P. namaquanum*; *P. Lealii*; 2, *P. Saundersi*; 3, *P. succulentum*; 4, *P. bispinosum*.

2. *P. Lealii* Welw., petit arbre de 3 mètres ou plus, à tronc en forme de bouteille donnant naissance à des ramifications bien développées.

3. *P. Saundersii* N. E. Br, à tronc renflé, court, ramifié.

4. *P. succulentum* D. C. et *P. bispinosum* D. C. : l'axe principal, charnu, est en grande partie souterrain, les ramifications sont minces, peu ou pas succulentes.

La série morphologique africaine est donc, en gros, parallèle à la série malgache, avec des formes monocaules de grande taille aboutissant à des chaméphytes succulents ramifiés. Mais le stade à axe principal en partie souterrain n'existe pas à Madagascar.

Malgré ces convergences de formes, il existe une différence morphologique importante entre espèces africaines et malgaches. Chez ces dernières les inflorescences apparaissent à l'extrémité des rameaux, ce mode de floraison entraînant une ramification sympodique. Chez les espèces africaines (pour autant que nous puissions en juger d'après les descriptions que nous avons entre les mains) les inflorescences peuvent également apparaître le long des axes principaux, à l'extrémité de rameaux courts nés à l'aisselle des feuilles. Une telle disposition n'existe chez aucune espèce malgache. Nous avons donc affaire à deux séries de formes entre lesquelles il est difficile d'établir un lien précis.

L'existence de rameaux courts chez les *Pachypodium* malgaches ne doit cependant pas être niée *a priori*. En effet les épines, au nombre de 2 ou 3 qui accompagnent les feuilles sont généralement portées sur des protubérances, les feuilles prenant naissance à la base de celles-ci. D'après PERRIER DE LA BÂTHIE (1934) « ces aiguillons, qui sont des feuilles transformées sont groupés par deux ou trois près de chaque feuille. Ces groupes sont assimilables à des rameaux courts dont une seule feuille se développe, les autres se transformant en épines ».

En fait, la nature des épines reste à préciser (deux ou plusieurs épines peuvent exister encore chez certaines espèces en plus des épines principales) et nous nous proposons d'y consacrer une étude ultérieure. De toute façon, l'interprétation de PERRIER DE LA BATHIE ne semble pas absolument correcte : si les épines doivent être interprétées comme des feuilles d'un rameau court, ce rameau serait axillé par la feuille normalement développée, celle-ci ne pouvant donc appartenir à ce rameau.

De toute façon ces rameaux courts, s'ils existent, sont toujours stériles, alors qu'ils seraient beaucoup plus développés et fertiles chez les espèces africaines.

#### PHYLLOTAXIE - RAMIFICATION - CROISSANCE.

Les feuilles des *Pachypodium* malgaches sont assez rapidement caduques et ne persistent quelque temps que tout à fait à l'extrémité des axes. Mais après leur chute subsistent sur les tiges les épines, au nombre de 3 (*P. Geayi*, *P. Lamerei*) ou de 2 (chez toutes les autres espèces).

Ces épines, qui permettent de localiser les cicatrices foliaires sur les parties âgées, sont diversément disposées selon les espèces :

1. Chez *P. Geayi* et *P. Lamerei* var. *typicum*, il est possible de matérialiser 5 hélices foliaires, les cicatrices étant disposées selon des spirales régulièrement enroulées autour des tiges. Le sens d'enroulement est variable, comme d'ailleurs chez les autres espèces (fig. 4).

2. *P. Lamerei* v. *ramosum* et les espèces du sous-genre *Leucopodium* ont leurs feuilles disposées sur 3 hélices phyllotaxiques; toutes les cicatrices sont réparties sur des spirales régulières (fig. 5, 1 et 2).

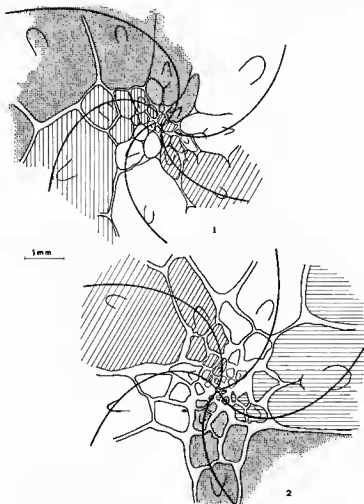


FIG. 4. — Dispositions phyllotaxiques dans les extrémités de tiges : 1, *P. Lamerei* var. *typicum*; 2, *P. Geayi*. Espèces à 5 hélices foliaires.

3. Les espèces du sous-genre *Chrysopodium* ont également 3 hélices foliaires. Chez *P. rosulatum* v. *lypicum* (fig. 6, 3), les cicatrices sont disposées comme dans les cas précédents. Mais dans toutes les autres espèces ou variétés (fig. 6, 2 et 4), les paires d'épines sont disposées très régulièrement le long de 6 génératrices équidistantes. Bien que la struc-

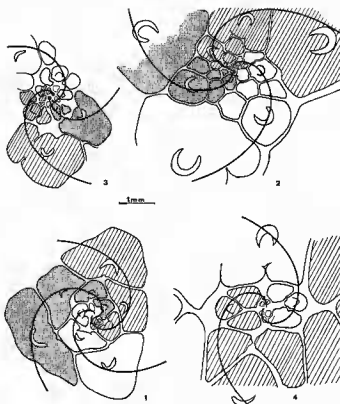


FIG. 5. — Dispositions phyllotaxiques dans les extrémités de tiges : 1, *P. Rutenbergianum* ; 2, *P. Lameri* var. *ramosum*, espèces à 3 hélices foliaires ; 3, *P. Baroni*, forme à 3 hélices ; 4, *P. Baroni*, forme à 2 hélices.

ture soit très différente, il y a là une remarquable convergence de formes avec les Cactacées, chez lesquelles les hélices foliaires, nombreuses, sont redressées parallèlement à l'axe de la tige (PLANTEFOL, 1953).

4. En ce qui concerne le sous-genre *Porphycopodium* nous avons pu examiner deux individus de *P. Baroni* cultivés au parc botanique de l'ORSTOM à Tsimbazaza : l'un d'eux présente 3 hélices foliaires, les cicatrices étant alignées selon six génératrices. L'autre ne possède que deux hélices, les points d'insertion des feuilles étant disposés, cette fois-ci

le long de 4 génératrices (fig. 5, 3 et 4). Un exemplaire de *P. Baroni* var. *Windsori* montre trois hélices foliaires.

L'examen de coupes transversales effectuées dans des extrémités de tiges nous a permis de confirmer ces dispositions phyllotaxiques (fig. 4,

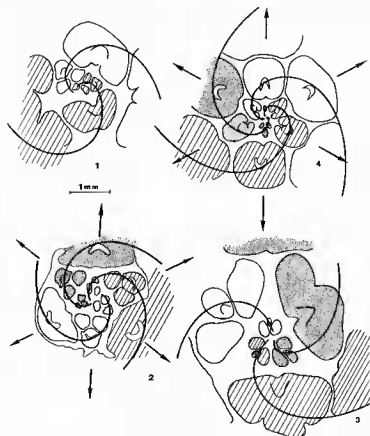


FIG. 6. — Dispositions phyllotaxiques dans les extrémités de tiges : 1, plantule de *P. brevicaulis*; 2, *P. brevicaulis*; 3, *P. rosulatum* var. *typicum*; 4, *P. rosulatum* var. *gracilius*. Espèces à 3 hélices foliaires.

5 et 6). On notera en particulier la disposition très régulière des ébauches chez les espèces du sous-genre *Chrysopodium* : disposition qui explique la répartition des cicatrices foliaires selon 6 génératrices. On notera également la disposition distique très régulière des feuilles chez un des exemplaires examinés de *P. Baroni*.

Chez les plantules, les hélices sont au nombre de deux, les hélices supplémentaires apparaissent par la suite (fig. 6, 1).

Nous avons tracé les hélices phyllotaxiques dans le cas de quelques dispositions typiques, les différentes cotes étant mesurées sur les tiges au pied à coulisse ou au compas à pointe sèche (fig. 7 et 8).

Ces dispositions phyllotaxiques rendent parfaitement compte des modalités de croissance, donc de la forme générale des différentes espèces.

La série de formes morphologiques que nous avons décrite se caractérise par une involution de l'appareil aérien qui devient de plus en plus court et massif. Cette involution correspond en fait à une diminution de l'élongation entre les feuilles successives sur les hélices, donc à un resserrement de celles-ci. De plus, particulièrement dans le sous-genre *Chrysopodium*, les segments foliaires des feuilles successives ne sont plus contigus, mais séparés les uns des autres par un espace qui devient important.

Sans vouloir entrer dans le détail de la structure anatomique des *Pachypodium*, signalons cependant que, dans les parties aériennes, les formations secondaires libéro-ligneuses sont très réduites et le « bois » pratiquement inexistant. L'accroissement en diamètre est dû essentiellement au développement de tissus parenchymateux médullaires gorgés d'eau (91,5 % d'eau dans un tronc de *P. Geayi*) dans lesquels circulent de nombreux cordons vasculaires.

Dans les racines par contre, toujours de petit diamètre par rapport aux parties aériennes, la structure est plus normale et le bois secondaire forme un cylindre massif entouré, au moins chez les espèces les plus charnues par des tissus corticaux parenchymateux plus ou moins importants.

Cette question de la croissance des *Pachypodium* peut être précisée par l'examen de quelques exemples :

1. *P. Decaryi* (fig. 7,1). Espèce à forte base renflée, subsphérique (15 à 20 cm de diamètre), donnant naissance à des rameaux minces exceptionnellement ligneux. Croissance par vague, rapide, entre-feuilles de 4 à 25 mm de long, segments foliaires pratiquement contigus du fait du faible diamètre des tiges. Étant donné le faible développement des ramifications malgré leur croissance rapide, au-dessus d'une souche manifestement âgée et l'existence de nombreuses cicatrices visibles sur les parties aériennes, ces ramifications doivent être assez rapidement caduques. Ces caractères : rameaux ligneux de faible diamètre, caduques, sont exceptionnels chez les *Pachypodium* malgaches. Mais ce mode de croissance est à rapprocher de celui de certains *Adenia* ou de certaines Vitacées dont le tronc, charnu, renflé, donne naissance à des rameaux annuels ne présentant pas de caractères d'adaptation xéromorphique particuliers.

2. *P. Lamerei* var. *typicum* (fig. 8). La croissance par vague est beaucoup moins nette, la longueur des entrefeuilles restant à peu près constante sur une même hélice; l'élongation moyenne entre deux feuilles successives est de l'ordre de 6,5 mm. L'écart horizontal augmente évidemment avec le diamètre de la tige de sorte que, très rapidement, les segments foliaires ne sont plus juxtaposés.

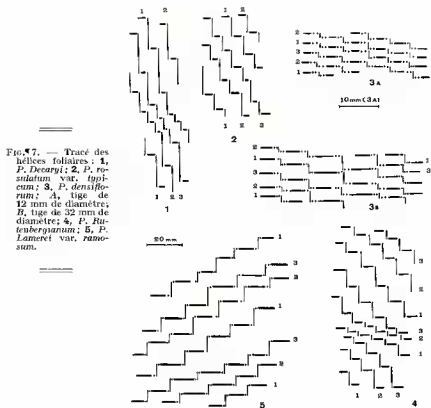


FIG. 7. — Tracé des hélices foliaires : 1, *P. Decarpi*; 2, *P. rosulatum* var. *typicum*; 3, *P. densiflorum*; A, tige de 12 mm de diamètre; B, tige de 32 mm de diamètre; 4, *P. Rutenbergianum*; 5, *P. Lamerei* var. *ramosum*.

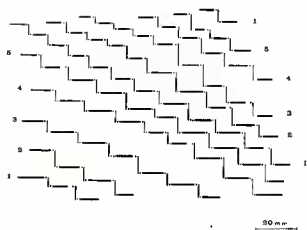


FIG. 8. — Tracé des hélices foliaires : *P. Lamerei* var. *typicum*.

Chez *P. Lamerei* var. *ramosum* (fig. 7, 5), sur une tige de 25 mm de diamètre, la valeur moyenne de l'entrefeuille est de l'ordre de 6 mm.

Pour ces deux espèces, étant donné la continuité apparente de la croissance, il est difficile d'apprécier la valeur de la pousse annuelle.

Pour *P. Rutenbergianum* (fig. 7, 4) par contre, la croissance par vague est nette, bien marquée par un raccourcissement des entre feuilles au moment du ralentissement de la pousse. La longueur des entrefeuilles varie entre 2 et 12 mm. L'élongation annuelle d'un axe est variable : entre 35 et 100 mm sur des exemplaires cultivés à Tananarive.

Parmi toutes les espèces du sous-genre *Chrysopodium*, *P. rosulatum* var. *lypticum* occupe une place à part (fig. 7, 2). Son port plus élancé est dû à un développement assez important des entre feuilles (de 4 à 14 mm), les hélices foliaires sont donc assez allongées (de l'ordre de 50 mm pour un tour complet) et les segments foliaires restent pratiquement contigus, au moins sur les parties jeunes. L'élongation annuelle, généralement comprise entre 10 et 30 mm, peut atteindre 50 mm.

Les autres espèces du sous-genre sont caractérisées au contraire par la prédominance de la croissance en diamètre, ce qui se traduit par un aplatissement marqué des hélices. La valeur moyenne des entrefeuilles est, par exemple, pour *P. densiflorum* de 1 à 1,5 mm sur une tige de 12 mm de diamètre, de 3 mm pour une tige de 32 mm de diamètre (fig. 7,3). Pour *P. rosulatum* var. *gracilius* cette valeur passe à 0,8 mm. Elle est de l'ordre de 0,5 mm pour *P. brevicaulis*.

L'écart entre les 6 génératrices qui portent toutes les cicatrices augmente naturellement avec le diamètre de la tige.

Les hélices foliaires sont tellement serrées qu'il est très difficile d'apprécier la croissance annuelle. Tout au plus pourrait-on se baser sur les ramifications consécutives à la floraison. Mais, souvent, celle-ci est irrégulière et un axe peut poursuivre sa croissance plusieurs années sans se ramifier. L'élongation entre deux ramifications est de l'ordre de 15 mm (*P. horombense*, *P. densiflorum*).

La croissance de ces espèces est donc lente et les individus de grande taille que l'on rencontre dans la nature ont certainement un âge respectable. Ceci semble particulièrement vrai pour *P. brevicaulis* dont la morphologie est si spéciale : la croissance se fait presque uniquement dans le sens diamétral de telle sorte que les ramifications apparaissent comme de simples boursouffures d'un coussinet aplati, plaqué sur le sol. Chez quelques individus jeunes, cultivés au laboratoire avec un arrosage régulier, donc dans des conditions plus favorables que celles rencontrées dans la nature, nous avons pu observer en deux ans les accroissements suivants (accroissement en diamètre seulement, l'élongation des axes ayant été trop faible pour pouvoir être appréciée) : les diamètres sont passés respectivement de 16, 25 et 25 mm à 19, 27 et 26 mm, l'accroissement en diamètre à ce stade, serait donc de l'ordre de 0,5 à 1,5 mm par an.



LA RAMIFICATION.

Comme l'a signalé déjà RAUH (1932) la ramification des *Pachypodium* malgaches est sympodique et liée à la floraison. Les individus jeunes sont monocaules et les ramifications interviennent après la première floraison, ou à la suite de la disparition accidentelle du bourgeon terminal.

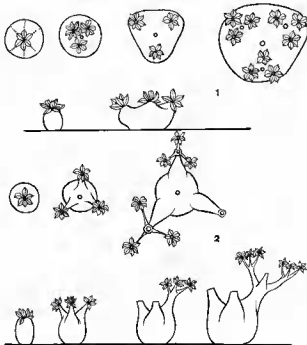


FIG. 9. — Mode de ramification : 1, *P. rosulatum* ; 2, *P. brevicaule*.

Chez les espèces du sous-genre *Chrysopodium*, cette ramification se présente selon un schéma particulièrement régulier (fig. 9, 1) : la plante est constituée en fait par un étage de sympodes groupés par trois (1 ou 2 de ces ramifications pouvant avorter). L'examen d'apex après floraison montre que les ramifications sont issues du développement des bourgeons axillaires situés à l'aisselle de la dernière feuille formée par chaque hélice.

Ce mode de ramification reste très discernable chez *P. brevicaule*, malgré sa forme spéciale, au moins dans les stades jeunes. En effet, les jeunes pieds ont une allure cylindrique, en tonnelet, tant que la croissance reste monocale. Après ramification, du fait de l'augmentation en diamètre qui se manifeste autour des trois axes secondaires, la souche prend une forme triangulaire, les sommets du triangle étant occupés par ces axes

d'ordre 2. Lors des ramifications suivantes, il est rare que les trois axes se développent également, d'où les formes très irrégulières que prennent ensuite les souches (fig. 9, 2).

Dans le cas des espèces à 5 hélices, le nombre des ramifications à chaque étage peut être compris entre 1 et 5. De façon générale, chez les espèces arbustives, le schéma de la ramification n'apparaît pas aussi nettement car souvent un ou deux rameaux sympodiques seulement se développent normalement.

Sans même parler de leur écologie, les *Pachypodium* présentent donc de très nombreuses particularités morphologiques et anatomiques dont certaines mériteraient une étude plus poussée.

Il nous a paru particulièrement intéressant de mettre en évidence dans ce genre l'évolution de la morphologie, celle-ci pouvant être expliquée par le mode de ramification et de croissance de ces plantes.

Ces données morphologiques de détail apportent également une contribution à la systématique du genre que les études antérieures n'ont pas sans doute parfaitement éclaircie.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BOLUS, L. — Plants. New or Noteworthy. S. Afr. gardening, **22** : 83-84 (1932).
- CORNER, E. — The Durian theory or the origin of the modern Tree. Ann. Bot. **13** : 367-414 (1949).
- COSTANTIN, J. et BOIS, D. — Contribution à l'étude du genre *Pachypodium*. Ann. Sc. Nat. **9**, 6 : 305-331 (1907).
- LEANDRU, J. — Un *Pachypodium* nouveau de l'Ouest de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **81** : 141 (1934).
- LEE, D. G. — Notes on the anatomy of *P. namaquanum*. Ann. Bot. **26** : 929 (1912).
- MARLOTH, R. — Flora of S. Africa III, 1 (1932).
- PERRIER DE LA BATHIE, H. — Les *Pachypodium* de Madagascar. Bull. Sc. Bot. Fr. **81** : 297-318 (1934).
- PICHON, M. — Révision des Apocynacées des Mascareignes et des Séchelles; genre *Pachypodium*. Mém. Inst. Scient. de Madagascar Biologie végétale **2**, 1 : 98-125 (1949).
- PLANTEFOL, L. — La théorie des hélices foliaires multiples. Masson, Paris (1948).
- PLANTEFOL, L. — Sur la valeur morphologique des *Cactus*. C. R. Acad. des Sc. **237** : 524-26 (1953).
- POISSON, H. et DECARY, R. — Nouvelles observations sur les *Pachypodium* malgaches. Bull. Acad. Malgache, ser. nov., **3** (1917).
- POISSON, H. — Contribution à l'étude des *Pachypodium* malgaches. Bull. Acad. Malgache, ser. nov., **3** : 235-246 (1918) et **6** : 1-10 (1924).
- POLE-EVANS, I. et PHILLIPS, E. — Flowering Plants of S. Africa **1** (1921); **4** (1924); **20** (1940).
- RAUB, W. — Bernerkenswerte Sukkulente aus Madagascar. 12. Die *Pachypodium* Arte Madagaskars. Kakteen und andere Sukkulente **13**, 6 à 12 (1962) et **14**, 2 à 6 (1963).
- SCHUMANN, K. — *Apocynacées*, in ENGL. et PRANTL, Natur. Pfl. Fam. IV, 1 (1891).
- TATSUSHI NIZUMO. — Aloïds in Madagascar. The *Pachypodium*. Succulentarium Joponia, Tokyo (1967).
- THÉODORE, G. — Remarques sur la phyllotaxie de quelques Euphorbes Coralliformes malgaches. D. E. S. Labo Botanique Tropicale, Paris 1968.
- TRISELTON DYER. — Flora Capensis **4**, 1 (1965).